

6 Diskussion

6.1 Verhaltensreaktionen in natürlichen Raubfeindbegegnungen

Braunrücken- (*Saguinus fuscicollis*) und Schnurrbartamarine (*Saguinus mystax*) zeigten in Begegnungen mit Luftfeinden, Bodenfeinden und Schlangen unterschiedliche Verhaltensreaktionen. Die Tamarine blickten bei Luftfeinden nach oben und ließen sich fallen oder kletterten nach unten. Bei Bodenfeinden blickten sie nach unten und sprangen manchmal etwas nach oben. Bei Schlangen blickten sie in Richtung des alarmgebenden Individuums und näherten sich zügig und dicht an die Schlange an.

Bei vielen anderen *kleinen arborealen Primaten* sind unterschiedliche Reaktionen auf verschiedene Raubfeinde bekannt, die denen von Braunrücken- und Schnurrbartamarinen weitgehend entsprechen (s. z.B. für *Saguinus nigricollis*: Izawa 1978, für *Cercopithecus* ssp: Gautier-Hion & Tutin 1988 und Shultz 2001, für *Saimiri* ssp: van Schaik & van Noordwijk 1989, für *Callithrix flaviceps*: Ferrari & Lopes Ferrari 1990). Diese Primaten blicken auf Luftfeinde nach oben und bewegen sich sehr rasch abwärts, entweder durch Sich-Fallenlassen oder durch Herabklettern. Auf Bodenfeinde zeigen sie weitgehend schwache Alarmreaktionen mit Orientierung nach unten bzw. in Richtung des Bodenfeindes. Häufig geht das Verhalten schnell in eine Annäherung mit intensiver, auf den Raubfeind gerichteter Vokalisation („Mobbing“) über (Izawa 1978, Ferrari & Lopes Ferrari 1990, für *Callithrix geoffroyi*: Passamani 1995). Bei Begegnungen mit Schlangen erfolgt dichte Annäherung und ebenfalls Mobbing (s. a. für *Cebus* ssp.: Chapman 1986, für *Lemur macaco*: Bayart & Anthouard 1992, für *S. oedipus*: Hayes & Snowdon 1990). Ferrari & Lopes Ferrari (1990) fanden bei Gelbkopfbüschelaffen (*Callithrix flaviceps*) ein sehr ähnliches explorationsartiges Verhalten auf Schlangen wie bei *S. fuscicollis* und *S. mystax*. Sie berichten von sehr dichter Annäherung aller Gruppenmitglieder mit besonders dichter Annäherung der jüngeren Tiere an die Schlangen und mit wenig oder wenig intensiver Vokalisation.

Aber auch *größere semiarboreale Primaten* wie Grüne Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*, Struhsaker 1967, Seyfarth et al. 1980) und Kattas (*Lemur catta*, Macedonia & Yount 1991) zeigen unterschiedliche Reaktionen auf verschiedene Raubfeinde. Sie reagieren in ähnlicher Weise wie die Tamarine bei Begegnungen mit Luftfeinden, indem sie nach oben blicken und hohe, exponierte Kronenbereiche verlassen, während sie bei Begegnungen mit Bodenfeinden in die Bäume hochklettern. Bei Begegnungen mit Schlangen richten sich Grüne Meerkatzen auf und suchen den Boden mit dem Blick ab. Bei semiarborealen Arten hängt die Art der raubfeindspezifischen Reaktionen zusätzlich davon ab, ob sie sich bei der Begegnung auf dem Boden oder im Baum befinden.

Raubvögel sind für viele kleine arboreale Neuweltaffen die gefährlichsten Raubfeinde (für *Cebus*, *Saimiri* und *Saguinus*: Terborgh 1983, für *Saguinus*: Oversluijs & Heymann 2001, für *Cebus*: Janson 1984 und van Schaik & van Noordwijk 1989, für *Callithrix*: Ferrari & Lopes Ferrari 1990). Verschiedene Beobachtungen in dieser Studie machten deutlich, daß auch Braunrücken- und Schnurrbartamarine einem besonders starken Raubfeinddruck durch Luftfeinde und einem vergleichsweise geringeren

Raubfeinddruck durch Bodenfeinde und Schlangen unterliegen. Z. B. wurden pro Beobachtungstag von 10 Stunden Dauer im Mittel 0,94 Alarmmeldungen der Tamarine auf Luftfeinde, aber nur 0,19 Alarmmeldungen auf Bodenfeinde und 0,11 auf Schlangen registriert. Dabei darf einerseits nicht unterschätzt werden, daß ein Teil der Bodenfeinde wahrscheinlich von den menschlichen Beobachtern abgeschreckt wird und daher gar nicht in der Nähe der Affen auftaucht. Andererseits belegen Beschreibungen von Alarm- oder Mobbingverhalten auf Bodenfeinde deren Annäherung auch während der Anwesenheit von Beobachtern (Izawa 1978, Ross 1993, Passamani 1995). Im Verlauf dieser Studie wurden an der EBQB mehrfach Säugetiere, die potentielle Raubfeinde von *S. fuscicollis* und *S. mystax* sind, in direkter Nähe zu den Tamarinengruppen gesehen. Darunter waren drei Tayras (*Eira barbara*), ein Ozelot (*Felis pardalis*) und verschiedene Buschhunde (*Speothos venaticus* und *Atelocynus microtis*).

Auch die Verhaltensreaktionen der Braunrücken- und Schnurrbarttamarine auf die verschiedenen Raubfeindtypen weisen darauf hin, daß der Raubfeinddruck durch Luftfeinde am stärksten, durch Bodenfeinde etwas geringer und durch Schlangen sogar wesentlich geringer ist. Das Verhalten in Begegnungen mit Luftfeinden hatte ausgesprochenen Flucht- oder Vermeidungscharakter, wohingegen die Reaktionen auf Bodenfeinde eher aggressiv und auf Schlangen eher interessiert als ängstlich waren. In Begegnungen mit Bodenfeinden folgte auf eine kurze „Schreckreaktion“ Annäherung an den Raubfeind und intensives Mobbing. Interessanterweise wird als Reaktion von Primaten auf Bodenfeinde fast ausschließlich Mobbingverhalten beschrieben (Ferrari & Lopes Ferrari 1990, Passamani 1995), vielleicht weil dies das offensichtlichere Verhalten ist und das subtilere Alarmverhalten oft nicht bemerkt wird. Möglicherweise geht auch bei anderen Arten ebenso wie bei den Braunrückentamarinen eine kurze Alarmreaktion fließend in Mobbing über (vgl. folgendes Kapitel). An Schlangen näherten sich die Braunrücken- und Schnurrbarttamarine viel dichter an als an andere Raubfeinde, häufig bis auf wenige Zentimeter Abstand, und Jungtiere wurden oft allein bei der Schlange zurückgelassen. Auch Bartecki & Heymann (1978) berichten von sehr dichter Annäherung einer Gruppe von *S. fuscicollis* an Schlangen und Shahuano et al. (2002) sogar von einer Attacke zweier *S. mystax*-Individuen auf eine Schlange. Solche und ähnliche Beobachtungen wurden auch bei anderen baumlebenden Primaten gemacht, z.B. bei Gelbkopfbüschelaffen (*Callithrix flaviceps*, Ferrari & Lopes Ferrari 1990) sowie bei Rotstirnmakis (*Eulemur fulvus rufus*, Fichtel persönliche Mitteilung).

Das Vorliegen von unterschiedlichen Verhaltensreaktionen auf verschiedene Raubfeindtypen weist auf eine interne Kategorisierung der Raubfeinde bei bestimmten nicht-menschlichen Primaten hin (Macedonia & Evans 1993). Dies ermöglicht es, nach der Grundlage der Kategorisierung und dem Auslöser der raubfeindspezifischen Reaktionen zu fragen. Außer in der visuellen Erkennung durch das entdeckende Tier wird diese Grundlage auch in der vokalen Kommunikation mit anderen Individuen vermutet. In sogenannten „funktional referentiellen“ Alarmrufsystemen werden offenbar externe Bedeutungsinhalte (engl. 'external referents') in den Vokalisationen codiert (Marler et al. 1992, Evans 1997) und dadurch spezifische Reaktionen ausgelöst. Alarmrufe werden als „funktional referentiell“ bezeichnet, wenn sie erstens eine diskrete akustische Struktur aufweisen und zweitens spezifisch für einen Stimulus (Raubfeind) sind. Dabei kann der Grad der Stimuluspezifität, d.h. die absolute Größe

der Kategorie, jedoch variieren (Evans 1997). Die dritte Bedingung ist, daß die spezifischen Reaktionen kontextunabhängig, also auch in Abwesenheit des Raubfeindes und allein durch die Alarmrufe, auslösbar sind (Macedonia & Evans 1993). Ob diese Bedingungen für die Alarm- und Mobbing-Lauttypen von *S. fuscicollis* und *S. mystax* erfüllt sind, soll in den folgenden Abschnitten diskutiert werden.

6.2 Akustische Struktur und Einsatz der Alarm- und Mobbing-Lauttypen

6.2.1 Alarm-Lauttypen

Schnurrbartamarine und Braunrückentamarine äußerten unterschiedliche Alarm-Lauttypen auf Luftfeinde, Bodenfeinde und Schlangen. Alarmrufsysteme mit unterschiedlichen Lauttypen für verschiedene Raubfeindkategorien sind auch von Grünen Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*, Struhsaker 1967, Seyfarth et al. 1980), von Diana- und Campbellmeerkatzen (*Cercopithecus d. diana* und *C. campbelli*, Zuberbühler et al. 1997, Zuberbühler 2001) und von Kattas (*Lemur catta*, Macedonia 1990) bekannt.

Mithilfe der parametrischen Feinanalyse konnte gezeigt werden, daß bei *S. mystax* die Lauttypen 'quick peep' („Luft“), 'soft peep' („Boden“) und 'short chuck' („Schlange“) diskrete akustische Struktur und raubfeindspezifischen Einsatz aufweisen und damit die ersten beiden Bedingungen der „funktionalen Referentialität“ erfüllen. Auch bei *S. fuscicollis* weisen die Lauttypen 'quick peep' („Luft“), 'soft peep' („Boden“) und 'short chuck' („Schlange“) diskrete akustische Struktur und raubfeindspezifischen Einsatz auf. Allgemein war jedoch in der Bodenfeind- und Schlangen-Vokalisation von *S. fuscicollis* die strukturelle Variabilität größer und der Grad der Stimulusspezifität geringer sowohl im Vergleich mit der Luftfeind-Vokalisation von *S. fuscicollis* als auch im Vergleich mit der Bodenfeind- und Schlangen-Vokalisation von *S. mystax*. Die Lauttypen 'soft peep' und 'modulated peep' wurden zwar nur in der Raubfeindkategorie „Boden“ eingesetzt, aber beide kamen sowohl im Alarm als auch im Mobbing vor und variierten dabei graduell in der Struktur. Der Lauttyp 'trill' schien ebenfalls graduelle akustische Struktur zu besitzen, wurde nicht raubfeindspezifisch eingesetzt und kam auch in anderen Verhaltenskontexten vor. Bei anderen Arten wurden ähnlich große Vielfalt bzw. strukturelle Variabilität der Lauttypen und ähnlich geringe Spezifität der Vokalisation auf Bodenfeinde im Vergleich mit Vokalisationen auf andere Raubfeinde (z.B. Ferrari & Lopes Ferrari 1990, Fichtel & Kappeler 2002) gefunden.

Der Schlangen-Lauttyp 'short chuck' von *S. fuscicollis* hatte auf Schlangen am Boden eine leicht verschiedene Struktur von dem 'short chuck' auf Schlangen im Baum und wurde zusätzlich mit einem zweiten, ebenfalls variablen, Lauttyp ('trill') kombiniert. Dadurch erhielt das Gesamtbild der Vokalisation eine gewisse Ähnlichkeit mit der Bodenfeind-Vokalisation. In geringem Maße erinnert dies an die Alarmsysteme von Afrikanischen Glanzstaren (*Spreo superbus*: Seyfarth & Cheney 1990) oder Arktischen Erdhörnchen (*Citellus undulatus*, Melchior 1971), die nicht die Raubfeindklasse (Vogel oder Säugetier), sondern lediglich die Position des Raubfeindes (Luft oder Boden, engl. 'airborne' oder 'earthbound') in ihren Alarmrufen codieren. Die Position hat bei diesen Tieren allerdings noch größere

Relevanz als bei *S. fuscicollis*, so daß sie sogar andere Lauttypen auf einen sitzenden Raubvogel abgeben als auf einen fliegenden.

In der Bodenfeind- und Schlangen-Vokalisation von *S. fuscicollis* kamen also im Gegensatz zur Luftfeind-Vokalisation Lauttypen mit variabler oder gradueller akustischer Struktur vor. Graduelle Übergänge zwischen Lauttypen oder Varianten von Lauttypen schließen jedoch kategorielle Perzeption nicht grundsätzlich aus. Bei Berberaffen z.B. gehören Alarmrufe und sog. 'disturbance calls' einem Lautkontinuum an und gehen graduell ineinander über, im Playback werden sie aber dennoch mit unterschiedlichen Reaktionen beantwortet (Fischer et al. 1995). Selbst bei parametrisch sehr geringen Unterschieden werden die Rufe nach dem auslösenden Stimulus unterschieden (Fischer 1998). Auch in den Alarmrufen von Erdmännchen (*Suricata suricatta*, Manser 2001, Manser et al. 2001) wird raubfeindspezifische Information mit Dringlichkeitsgrad kombiniert, ohne daß die kategorielle Erkennung eingeschränkt ist.

Die Alarm-Lauttypen von *S. mystax* erfüllen die ersten beiden Bedingungen (diskrete akustische Struktur und raubfeindspezifischer Einsatz) für „funktionale Referentialität“, während in den Alarm-Lauttypen von *S. fuscicollis* Merkmale von „funktionaler Referentialität“ und Merkmale von graduellen Lautsystemen gemischt vorliegen. Anhand der Ergebnisse der Playbackexperimente soll im Kapitel 6.3 die dritte Bedingung für „funktionale Referentialität“ (Auslösbarkeit der Reaktion unabhängig vom Kontext) überprüft und diskutiert werden, welche Arten von Alarmrufsystemen bei *S. fuscicollis* und *S. mystax* vorliegen.

6.2.2 Mobbing-Lauttypen

In der Mobbingvokalisation von *S. fuscicollis* und *S. mystax* hatten nur die 'yips' auf Luftfeinde diskrete akustische Struktur und raubfeindspezifischen Einsatz. Für die 'long chucks' auf Bodenfeinde kann keine Stimuluspezifität angenommen werden. Sie wurden zwar bei beiden Arten nur in der Raufekindkategorie „Boden“ geäußert, aber strukturell ähnliche Lauttypen kamen auch in anderen Kontexten, z.B. in aggressiven Gruppenauseinandersetzungen, vor.

Der Lauttyp 'trill' von *S. fuscicollis* war von allen Lauttypen derjenige mit der geringsten Stimuluspezifität. Er kam im Alarm und Mobbing auf Bodenfeinde, im Mobbing auf Luftfeinde, im Alarm/Mobbing auf Schlangen und in anderen Verhaltenskontexten, wie z.B. aggressiven Gruppenauseinandersetzungen, vor. Seine Funktion wird deshalb als die eines allgemeinen Erregungslautes betrachtet. Fichtel & Kappeler (2002) fanden bei Rotstirnmakis (*Eulemur fulvus rufus*) und Sifakas (*Propithecus verreauxi verreauxi*) ebenfalls, daß Lauttypen auf Bodenfeinde auch in aggressiven Gruppenauseinandersetzungen geäußert wurden. Auch Grüne Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*, Struhsaker 1967, Cheney & Seyfarth 1990) und Kattas (*Lemur catta*, Macedonia & Evans 1993) setzen Bodenfeind-Lauttypen gelegentlich in agonistischen sozialen Interaktionen ein.

Weiterhin besitzt auch der Lauttyp 'whistle' von *S. mystax*, der im Alarm und Mobbing vorkam, eine sehr variable akustische Struktur und keinen raubfeindspezifischen Einsatz. Im Mobbing wurde er sowohl auf Luft- als auch auf Bodenfeinde geäußert, wobei die Laute aus den beiden Kategorien

parametrisch nicht klar zu trennen waren. Auch im Mobbing von Vögeln kommen dieselben Lauttypen in verschiedenen Raubfeindkategorien vor. So fanden Naguib et al. (1999) bei arabischen Graudrosslingen (*Turdoides squamiceps*) im Mobbing auf Luft- und Bodenfeinde dieselben zwei Lauttypen ('tzwicks' und 'trills'), die je nach Raubfeindkategorie in unterschiedlicher Häufigkeit eingesetzt wurden. In einer Studie von Hayes und Snowdon (1990) äußerten Lisztaffen (*Saguinus oedipus*) dieselben Mobbing-Lauttypen auf eine lebende Laborratte wie auf eine lebende Boa. Die Autoren schlossen darauf, daß die Affen keine spezifische Reaktion auf Schlangen zeigten, sondern daß die Reaktion auf unbekannte, sich bewegende Objekte generalisiert sei.

Die Mobbingvokalisationen von *S. fuscicollis* und *S. mystax* bestehen zum Großteil aus Lauttypen mit variablen akustischen Strukturen und unspezifischem Einsatz. Die Stimulusspezifität ist entweder deutlich schwächer als bei den Alarm-Lauttypen oder gar nicht vorhanden. Während Alarmrufe in vielen Fällen (z.B. auf überraschend angreifende Raubvögel) einen hohen Grad an Spezifität benötigen, um beim Empfänger möglichst schnell die adäquate Reaktion auszulösen, sind Mobbingrufe vor allem dazu da, den Raubfeind abzuschrecken und ihn wissen zu lassen, daß er entdeckt ist (Klump & Shalter 1984, Zahavi & Zahavi 1997). Daraus läßt sich nicht direkt eine Notwendigkeit für besonders ausgeprägte Spezifität ableiten. Verschiedene Lauttypen für verschiedene Raubfeinde wären nur dann sinnvoll, wenn Laute mit bestimmten Eigenschaften besser zur Abschreckung eines speziellen Raubfeinds geeignet wären als andere (Naguib et al. 1999).

Die meisten Studien der Alarmsysteme von nicht-menschlichen Primaten beschäftigen sich nur mit Alarm-Lauttypen, aber nicht mit Mobbing-Lauttypen (Seyfarth et al. 1980, Fichtel & Kappeler 2002, Zuberbühler et al. 1997, Zuberbühler 2001) oder legen terminologisch nicht fest, um was es sich im Einzelnen handelt (z.B. Macedonia 1990). Naguib et al. (1999) untersuchten nur den Einsatz der Mobbing-Lauttypen, aber nicht die akustische Struktur in Abhängigkeit von der Raubfeindkategorie. Bislang liegen nur wenige systematische Untersuchungen über Mobbing-Lauttypen vor, und nur von wenigen Autoren (z.B. Ross 1993) werden die Kontexte Alarm und Mobbing getrennt. Die vorliegende Studie hat gezeigt, daß das Ausmaß der Gradualität in der akustischen Struktur und der Grad der Stimulusspezifität zwischen Alarm- und Mobbingvokalisationen beträchtlich variieren kann. Daher sollte in Studien von Alarmrufsystemen grundsätzlich die Notwendigkeit einer getrennten Analyse von Alarm- und Mobbing-Lauttypen erwogen werden.

6.3 Reaktionen im Playback als Hinweise auf „funktional referentielle“ Codierung in den Alarmrufsystemen

6.3.1 Playbacktypen „Luft“ und „Boden“

Braunrücken- und Schnurrbartamarine reagierten auf die vorgespielten Luftfeind- und Bodenfeind-Alarmrufe in der selben Weise, als wäre der eigentliche Raubfeind anwesend. Sie blickten bei Luftfeind-Alarmrufen signifikant länger nach oben und bei Bodenfeind-Alarmrufen signifikant länger nach unten. Damit wurde das Testparadigma bestätigt. Die akustische Information, die in den Alarmrufen codiert ist, ist demnach auch in Abwesenheit des Raubfeindes hinreichend, um die raubfeindspezifischen Reaktionen auszulösen.

Die Streuung der Reaktionen war in einigen Fällen relativ groß. Dies kann zum Teil sicher auf die geringen Stichprobengrößen und auf individuelle und geschlechtsspezifische Variabilität zurückgeführt werden. Bei *S. mystax* streuten besonders die Blickdauern zur Kamera, aber auch die zum Lautsprecher verhältnismäßig stark. Grundsätzlich war zu erwarten, daß die Fokustiere außer in die im Testparadigma vorhergesagten Blickrichtungen auch zum Lautsprecher und zur Kamera blickten, da der Lautsprecher die akustischen Signale sendete und der oder die Beobachter (mit der Kamera) die Störung verursachten. Zudem scheint es gerade in einer Alarmsituation sinnvoll, das vokalisierende Tier, dem im Playbackexperiment der Lautsprecher entspricht, zu betrachten und daraus entscheidende Hinweise auf den Kontext oder die angemessene Reaktion zu gewinnen. Daß die Blickdauern zum Lautsprecher und zur Kamera in allen Playbacktypen im Verhältnis zu den anderen Blickrichtungen sehr gering waren, zeigt außerdem, daß diese zusätzlichen Reaktionen unabhängig vom Stimulustyp waren. Die stärkere Streuung der Blickdauern von *S. mystax* zu Lautsprecher und Kamera im Vergleich zu denen von *S. fuscicollis* erklären sich wahrscheinlich durch die allgemein stärkere Reaktion von *S. mystax* auf die Beobachter, die während der gesamten Untersuchung zu bemerken war und grundsätzlichen Charakter besitzt. Das selbe Muster ist in allen bisherigen Untersuchungen an der EBQB beobachtet worden.

Besonders auffällig war die stärkere Streuung der Blickdauern der *S. fuscicollis*-Fokustiere nach oben und nach unten im Playbacktyp „Boden“. Auf die vorgespielten Bodenfeindlaute wurde der erste Blick nicht, wie erwartet, größtenteils nach unten gelenkt, sondern unspezifisch in verschiedene Richtungen. Diese Unschärfe der Reaktionen wird auf die starke Variabilität der akustischen Struktur und den unspezifischen Einsatz vieler Bodenfeind-Lauttypen von *S. fuscicollis* zurückgeführt. Auch Fichtel & Kappeler (2002) berichten über größere Variabilität der Reaktionen von Sifakas auf Playbackexperimente mit Bodenfeind-Alarmrufen. Aber nicht nur bei Primaten, sondern auch bei Vögeln (z.B. Afrikanische Glanzstare: Seyfarth & Cheney 1990) scheinen Bodenfeind-Alarmrufe weniger präzise Information zu enthalten als Luftfeind-Alarmrufe und daher nicht so verlässlich die raubfeindspezifischen Reaktionen auszulösen. Die vergleichsweise große Variabilität und Unspezifität vieler Lauttypen von *S. fuscicollis* und der Einsatz eines allgemeinen Erregungslautes ('trill') in dieser Raubfeindkategorie weisen darauf hin, daß hier möglicherweise ähnlich wie in den Alarmrufsystemen von Erdmännchen (*Suricata suricatta*, Manser 2001, Manser et al. 2001) zusätzlich zur „funktional referentiellen“ Information über den Raubfeindtyp auch in bestimmtem Maß der Affekt des vokalisierenden Tieres codiert wird. Besonders der fließende Übergang zwischen der Alarm- und Mobbingvokalisation deutet auf interne affektive Veränderungen während lang andauernden Alarmsituationen hin. In den Playbackexperimenten konnte aber gezeigt werden, daß ebenso wie bei den Erdmännchen und den Berberaffen (s. Kap. 6.2.1) die Alarmrufe kategoriell perzipiert wurden und die raubfeindspezifischen Reaktionen auch unabhängig vom Kontext auslösbar waren. In wie weit durch graduell verschiedene Varianten eines Lauttyps unterschiedlich starke Reaktionen ausgelöst werden könnten, müßte durch spezielle Playbackexperimente geklärt werden.

Die Alarmrufe in den Playbackexperimenten „Luft“ und „Boden“ wurden von beiden Arten interspezifisch erkannt und mit den raubfeindspezifischen Reaktionen beantwortet, unabhängig davon,

ob die Alarmrufe arteigen oder artfremd waren. Auf Grund der gefundenen artspezifischen parametrischen Unterschiede zwischen den Lauttypen ein und derselben Raubfeindkategorie ist davon auszugehen, daß es sich bei der Erkennung nicht um eine „Verwechslung“ von arteigenen und artfremden Lauten handelte. Das zeigte sich auch daran, daß die raubfeindspezifischen Reaktionen von *S. fuscicollis*-Fokustieren durch arteigene Bodenfeindstimuli verlässlicher auslösbar waren als durch artfremde. Die Alarmrufe auf Luftfeinde dagegen wurden von beiden Arten uneingeschränkt interspezifisch erkannt und beantwortet. Interspezifische Erkennung von Alarmsignalen auf Raubfeinde ist von einigen Vögeln (z.B. Curio 1978, Sullivan 1984), Fischen (z.B. Mathis et al. 1996) und Primaten (z.B. Terborgh 1983, Cheney & Seyfarth 1985, Hauser 1988) bekannt. Grundsätzlich ist die interspezifische Kommunikation im Alarmrufsystem von *S. fuscicollis* und *S. mystax* ein wichtiger Hinweis darauf, daß sie vom Raubfeindvermeidungsverhalten der jeweils anderen Art profitieren und damit ein Vorteil der Assoziationen in verbesserter Raubfeindvermeidung bestehen könnte.

6.3.2 Playbacktyp „Schlange“

Braunrücken- und Schnurrbarttamarine reagierten auf die vorgespielten Alarm-/Mobbingrufe auf Schlangen in der selben Weise, als wäre eine echte Schlange anwesend. Sie blickten zum Lautsprecher, der dem vokalisierenden Tier in natürlichen Begegnungen entsprach, und näherten sich dorthin an. Damit wurde das Testparadigma bestätigt. Die akustische Information, die in den Alarmrufen codiert ist, ist demnach auch in Abwesenheit des Raubfeindes hinreichend, um die raubfeindspezifischen Reaktionen auszulösen.

Die in dieser Studie durchgeführten Playbackexperimente vom Typ „Schlange“ ergaben deutliche Hinweise auf „funktionale Referentialität“ der „Schlangen-Lauttypen“, da die raubfeindspezifischen Reaktionen durch die Alarmrufe ausgelöst wurden. Zur Absicherung der Ergebnisse müßten aber wegen der im Folgenden erläuterten methodischen Probleme zusätzliche Kontrollexperimente durchgeführt werden.

Die Verhaltensreaktionen von *bodenlebenden* Primatenarten in natürlichen Begegnungen mit Schlangen sind in der Regel einheitlich und klar vorhersagbar. Bei gleicher Aufenthaltsebene von Raubfeind und Beute sind nahezu alle Bewegungen der Beute eindeutig als Annäherung oder Entfernung relativ zum Raubfeind zu bezeichnen. Auch wenn keine Fluchtreaktion erfolgt, ist häufig eine bestimmte, leicht erkennbare Änderung der Körperhaltung zu beobachten, die nötig ist, um die Schlange zu entdecken (z.B. zweibeiniges Aufrichten bei *Cercopithecus aethiops*: Seyfarth et al. 1980). Somit kann ein klares Testparadigma aufgestellt werden. Die Habitate bodenlebender Primaten sind zudem relativ übersichtlich und wegen der gleichen Aufenthaltsebene für menschliche Beobachter gut einsehbar.

Dagegen sind die Reaktionsweisen vieler *baumlebender* Arten unspezifischer. Die relative Höhe von Raubfeind zu Beute variiert, so daß nicht alle Bewegungen (z.B. eine Bewegung schräg nach oben) eindeutig als Annäherung oder Entfernung vom Raubfeind beurteilt werden können. Die Reaktionen baumlebender Primaten sind schwerer vorhersagbar, weil sie sich in drei Dimensionen bewegen und deswegen mehr verschiedene Möglichkeiten haben, die Schlange zu entdecken und ihr dann auszuweichen. Die Beobachtung der Tiere ist noch dazu durch dichtes Habitat und die teilweise große

Aufenthaltshöhe erschwert. Aus diesen Gründen ist das Testparadigma in Playbackexperimenten mit Schlangen schwerer zu formulieren. Da nur wenige Playbackstudien mit Alarmrufen von Primaten Experimente mit Alarmrufen auf Schlangen beschrieben haben (z.B. Seyfarth et al. 1980, Hammerschmidt & Fischer 2001), besteht außerdem wenig Vergleichsmöglichkeit.

In dieser Studie wurde versucht, die in natürlichen Begegnungen mit Schlangen beobachteten Verhaltensreaktionen der Tamarine (Blick und Annäherung zum vokalisierenden Individuum) im Playbackexperiment zu quantifizieren. Da für die Überprüfung des Testparadigmas keine Blickdauern bestimmt wurden, konnten die Reaktionen im Playbacktyp „Schlange“ nicht direkt mit denen der Kontrollexperimente (oder der Playbacktypen „Luft“ und „Boden“) verglichen werden. Da sich außerdem die Beobachtung eines Fokustieres für den Playbacktyp „Schlange“ als nicht sinnvoll erwies, war die Vergleichbarkeit mit den anderen Playbacktypen auch in diesem Punkt eingeschränkt. Für zukünftige Untersuchungen wäre es deshalb vorteilhaft, ein effizientes Kontrollexperiment für Playbackexperimente mit Alarmrufen auf Schlangen zu entwickeln.

6.3.3 Alarmrufsysteme von *Saguinus fuscicollis* und *S. mystax*

Braunrücken- und Schnurrbarttamarine reagierten auf die vorgespielten Alarmrufe in derselben Weise, als wäre der eigentliche Raubfeind anwesend. Die Blickdauern und die Richtung des ersten Blickes entsprachen jeweils dem Raubfeindvermeidungsverhalten, das auch in natürlichen Begegnungen mit den verschiedenen Feindtypen gezeigt wurde. Die akustische Information, die in den Alarmrufen codiert ist, ist demnach hinreichend, um auch in Abwesenheit des Raubfeindes die raubfeindspezifischen Reaktionen auszulösen. Damit erfüllen die Alarmrufe von *S. fuscicollis* und *S. mystax* die dritte Bedingung für „funktionale Referentialität“. Insgesamt zeigten die Analysen der akustischen Struktur und des Einsatzes sowie die Ergebnisse der Playbackexperimente, daß es sich bei dem Alarmrufsystem von *S. mystax* um ein sog. „funktional referentielles“ und bei dem Alarmrufsystem von *S. fuscicollis* um ein kombiniertes System mit der gleichzeitigen Codierung von referentieller und affektiver Information innerhalb von Lauttypen handelt.

6.4 Vigilanz und Raubfeinderkennung in Assoziationen von *Saguinus fuscicollis* und *S. mystax*

6.4.1 Höhenspezifische „Arbeitsteilung“ in Vigilanz und Raubfeinderkennung

Braunrückentamarine blickten häufiger nach oben als Schnurrbarttamarine, und Schnurrbarttamarine blickten häufiger nach unten als Braunrückentamarine. Auf Grund der größeren Aufenthaltshöhe von *S. mystax* und der geringeren von *S. fuscicollis* (Norconk 1990) und auf Grund der unterschiedlich starken Reaktionen auf die verschiedenen Feindtypen (*S. mystax* stärkere Reaktion auf Luftfeinde, *S. fuscicollis* stärkere Reaktion auf Bodenfeinde und Schlangen) war eine höhenspezifische „Arbeitsteilung“ in der Vigilanz vermutet worden. Dabei hätte die Verteilung der Blickraten aber genau umgekehrt sein müssen, nämlich so, daß *S. fuscicollis* häufiger nach unten blickten und *S. mystax* häufiger nach oben. Aus den gleichen Gründen war erwartet worden, daß *S. fuscicollis* die besseren

„Entdecker“ von Bodenfeinden seien. In dem Experiment „Ozelot-Entdeckung“ konnte jedoch keine unterschiedlich gute visuelle Entdeckung von Bodenfeinden durch die beiden Arten nachgewiesen werden. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß bei der Erkennung auch andere als visuelle Hinweise, z. B. auditorische Reize, eine Rolle spielen (Karpanty & Grella 2001, Gil-da-Costa et al. 2002, Searcy & Caine 2003).

Die Ergebnisse dieser Arbeit deuten darauf hin, daß es die erwartete höhenpezifische „Arbeitsteilung“ von Vigilanz und Raubfeinderkennung in den Assoziationen von *S. fuscicollis* und *S. mystax* nicht gibt. Offenbar sind die sich weiter oben aufhaltenden Schnurrbartamarine nicht wachsamer gegenüber Luftfeinden und die sich weiter unten aufhaltenden Braunrückentamarine nicht wachsamer gegenüber Bodenfeinden. Hinweise auf eine solche „Arbeitsteilung“ wurden in Assoziationen von verschiedenen Meerkatzenarten (Gautier-Hion et al. 1983, Gautier & Gautier-Hion 1983) sowie von Dianameerkatzen (*Cercopithecus diana*) und Roten Stummelaffen (*Procolobus badius*) gefunden (Bshary & Noë 1997a), die sich ebenfalls in verschiedenen Höhenzonen des Waldes aufhalten. Hardie und Buchanan-Smith (2000) untersuchten einzeln gehaltene Gruppen von Braunrückentamarinen (*Saguinus fuscicollis*) und Rotbauchtamarinen (*Saguinus labiatus*), die in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet assoziiert vorkommen und eine ähnliche Höhenaufteilung des Kronenbereichs zeigen wie assoziierte *S. fuscicollis* und *S. mystax* (*S. fuscicollis* in niedrigeren und *S. labiatus* in höheren Zonen: Buchanan-Smith 1990, 1999, Hardie 1998). Sie fanden, daß *S. fuscicollis* stärker auf unbekannte, allerdings ungefährliche, Objekte reagierten, die in den Käfig auf den Boden gelegt worden waren, während *S. labiatus* stärker auf Objekte an der Käfigdecke reagierten. Da es sich dabei aber zum einen um Laboruntersuchungen und zum anderen um ungefährliche Objekte handelte, ist es fraglich, in welchem Maße die Ergebnisse auf die in der vorliegenden Freilandstudie untersuchte Erkennung von Raubfeinden übertragbar sind.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit fand Peres (1993b) bei assoziierten *S. fuscicollis* und *S. mystax* in Brasilien Hinweise auf stärkere Aufmerksamkeit der *S. mystax* nach oben und stärkere Aufmerksamkeit der *S. fuscicollis* nach unten. Dieser Widerspruch hat wahrscheinlich methodische Gründe. Peres bestimmte die Blickraten über einen „Scan“ der Gruppe und erfaßte die Richtungen „aufwärts“ und „seitwärts“ gemeinsam in einer Variable. Durch das Zusammenfassen der Blicke nach oben und waagrecht wird die Trennbarkeit zwischen vermutlich unterschiedlichen Blickmotivationen aufgehoben. Außerdem nahm er die Daten auch während der Nahrungssuche auf, was in dieser Studie wegen der erwarteten Vermischung mit Futtersuchblicken vermieden wurde. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß in den jeweils untersuchten Populationen verschiedene Raubfeindrücke herrschten und deshalb verschiedene Verhältnisse der Blickraten gefunden wurden.

6.4.2 Artunterschiede in den Vigilanzmustern von *Saguinus fuscicollis* und *S. mystax*

Die gefundenen Artunterschiede in den Vigilanzmustern (höhere Blickraten der Braunrückentamarine nach oben und höhere Blickraten der Schnurrbartamarine nach unten) lassen sich vermutlich dadurch erklären, daß die Vigilanz nicht ausschließlich vom Raubfeindruck bestimmt wird. So besteht die

Vigilanz von *S. fuscicollis* sicher zu einem großen Anteil in zwischenartlicher Vigilanz gegenüber *S. mystax*, die physisch überlegen, sozial dominant und außerdem noch Nahrungskonkurrenten sind (Heymann 1990b, Peres 1991 und eigene Beobachtung). Da *S. mystax* sich in der Regel in größeren Höhen aufhalten als *S. fuscicollis*, erklärt sich dadurch die höhere Blickrate der *S. fuscicollis* nach oben. Dafür spricht auch, daß die Blickraten der *S. fuscicollis*-Fokustiere von der Entfernung des nächsten artfremden (also *S. mystax*-)Individuums abhängen, während im umgekehrten Sinn die Blickraten der *S. mystax*-Fokustiere keine Abhängigkeit von der Entfernung des nächsten artfremden (also *S. fuscicollis*-)Individuums zeigten. Die Blickraten der *S. fuscicollis*-Fokustiere waren bei mittlerer Entfernung des nächsten artfremden Nachbarn am höchsten, bei sehr geringer (bis 2 m) und sehr großer Entfernung (mehr als 10 m) dagegen niedriger. Bei kurzen interindividuellen Distanzen ist es vermutlich für das Fokustier gar nicht nötig, den Kopf stark anzuheben, also nach oben zu blicken, da es auch „aus dem Augenwinkel“ beobachten kann, was der Nachbar tut. Dazu kommt, daß der Höhenunterschied bei so dicht benachbarten Tieren geringer ist und deshalb häufig auch waagerechte Blicke ausreichen dürften, um den Nachbarn anzusehen. Bei sehr weiten Entfernungen dagegen ist für ein *S. fuscicollis*-Fokustier vermutlich keine direkte Interferenz mehr durch das *S. mystax*-Individuum zu erwarten. Daher ist es offenbar für die *S. fuscicollis*-Fokustiere nur bei mittleren Entfernungen nötig, den Kopf deutlich zu heben, um das Verhalten des nächsten artfremden Nachbarn zu beobachten. Hinweise darauf, daß bestimmte Blicke mehr dazu dienen können, Veränderungen in der sozialen Nahsituation festzustellen, als weitläufige Umweltinformation zu liefern, wurden auch bei Berberaffen gefunden (Quintilius & Hultsch 1991, s. a. Todt 1987).

Eine Erklärung, die sowohl für die größere Vigilanz von *S. fuscicollis* nach oben als auch für die größere Vigilanz von *S. mystax* nach unten zutreffen könnte, ist die, daß beide Arten jeweils verstärkt in die Richtung blickten, die für sie schwerer zu überblicken war. In einem dichten und relativ dunklen Waldhabitat ist für einen Schnurrbartamarin in großer Aufenthaltshöhe (75% der Beobachtungszeit in 9-24 m, Norconk 1990) die längere Strecke von seiner eigenen Position bis auf den Waldboden sicher schwieriger zu überblicken (und benötigt daher häufigere Blicke) als die kürzere Strecke über ihm selbst bis zu den Baumwipfeln. Für einen Braunrückentamarin in niedriger Aufenthaltshöhe (70% der Beobachtungszeit in 5-12 m, Norconk 1990) ist es dagegen gerade umgekehrt. Dazu kommt noch ein anatomischer Aspekt: Ein Tier, daß sich in größerer Höhe befindet, braucht möglicherweise den Kopf gar nicht so stark (um $> 45^\circ$) anzuheben wie ein Tier in geringerer Aufenthaltshöhe und vermag trotzdem den Bereich über sich deutlich genug zu erkennen. Das könnte erklären, warum die sich weiter oben aufhaltenden Schnurrbartamarine seltener nach oben blickten und warum sie um so seltener nach oben blickten, je größer ihre eigene Aufenthaltshöhe war.

Offenbar darf auch die Relevanz der Blicke nach oben für die Entdeckung von Luftfeinden bei baumlebenden Primaten nicht überschätzt werden. Die während der Studie und von anderen Autoren beobachteten Attacken von Greifvögeln deuten darauf hin, daß diese keineswegs immer aus einer Höhe angreifen, die weit über der Aufenthaltshöhe von *S. mystax* liegt. Sie sind in der Mehrzahl vom Typ der sog. „Ansitzjäger“, die in der Baumkronen versteckt sitzen und warten, bis die Affengruppe herangekommen ist, und dann in einem kurzen, raschen Gleitflug die Beute ergreifen (Brown & Amadon 1968, Julliot 1994, Robinson 1994, Oversluijs & Heymann 2001). Deshalb könnte es möglich

sein, daß bei einer überwiegenden Aufenthaltshöhe von 9-24 m (s. o.) auch die waagerechte Blickrichtung für ein *S. mystax*-Individuum geeignet ist, einen Greifvogel zu entdecken. Daß dieser Vorteil für die weiter unten befindlichen *S. fuscicollis* nicht besteht, könnte eine Grund für deren höhere Blickrate nach oben sein.

6.4.3 Einflußfaktoren auf die Vigilanzmuster von assoziierten *Saguinus fuscicollis* und *S. mystax*

Weiterhin konnte gezeigt werden, daß die individuellen Vigilanzlevel von *S. fuscicollis* und *S. mystax* flexibel sind. So nahmen die Blickraten bei beiden Arten um so mehr ab, je mehr art eigene Tiere sich in kurzer Entfernung vom Fokustier befanden. Dieser Rückgang war jedoch nicht bei größerer Nähe der artfremden Gruppenmitglieder zu beobachten. Offenbar wurde der Vorteil einer geteilten Vigilanz durch die soziale Konkurrenz und die Nahrungskonkurrenz zwischen den Arten aufgewogen. Bei *S. fuscicollis* wurden außerdem geschlechtsspezifische Unterschiede in der Vigilanz beobachtet. Die Männchen zeigten höhere Blickraten nach oben, nach unten und gesamt als die Weibchen. Auch van Schaik und van Noordwijk (1989) haben bei Kapuzineraffen (*Cebus albifrons* und *Cebus apella*) höhere Vigilanzraten bei adulten Männchen als bei Weibchen gefunden, und Männchen entdeckten mit größerer Wahrscheinlichkeit Raubfeindattrappen und mobbten diese häufiger als Weibchen. Weitere Beispiele für größere Vigilanz der Männchen finden sich bei *Callithrix jacchus* (Koenig 1998), *Cebus olivaceus* (de Ruiter 1986), *Ateles paniscus* (Symington 1987), und *Presbytis melalophos* (Bennet 1983). Quintilius und Hultsch (1991) fanden, daß weibliche Berberaffen höhere Raten von kurzen Blicken ('checks') zeigten, die eher dazu geeignet sind, Veränderungen der sozialen Situation im Nahbereich zu erkennen, während männliche Berberaffen mehr Zeit mit längeren Blicken von mindestens 1 s Dauer ('scans') verbrachten, die es eher ermöglichen, großräumige Umweltinformation (z.B. auch über die Anwesenheit von Raubfeinden) zu sammeln. Viele Autoren schreiben männlichen Tieren allgemein eine aktivere Rolle in der Raubfeindvermeidung und (vor allem) Gruppenverteidigung gegen Raubfeinde, z.B. im Mobbing, zu (van Schaik und van Noordwijk 1989, Koenig 1998, Übersicht in Cheney & Wrangham 1987). Auch bei Braunrückentamarinen (Goldizen 1989) und Lisztaffen (*Saguinus oedipus*: Price et al. 1991, Savage 1990, Savage et al. 1996) ist diese geschlechtsspezifische Rollenverteilung gefunden worden, wurde aber in der vorliegenden Arbeit nicht weiter analysiert.

Zwei Faktoren hatten keinen Einfluß auf die Vigilanz. Es konnten keine unterschiedlichen Blickraten beim Ruhen und bei der Nahrungsaufnahme gefunden werden. Von einigen anderen Arten (z.B. *Cebus albifrons* und *C. apella*: van Schaik & van Noordwijk 1989, *Papio cynocephalus ursinus*: Cowlshaw 1998) sind dagegen geringere Vigilanzlevel bei der Nahrungsaufnahme bekannt. Dies wird häufig mit der allgemeinen Inkompatibilität von Blicken und Nahrungsaufnahme begründet (Bertram 1980, Quenette 1990). Eine Studie an Berberaffen (*Macaca sylvanus*: Behne 2000) ergab, daß die Blickrate beim Fressen zwar höher war als beim Ruhen, die Dauer der Blicke aber kürzer, so daß die Tiere insgesamt weniger Zeit mit Umherblicken verbrachten. Allerdings war die Gesamtblickdauer beim Fressen von in der Hand gehaltener Nahrung höher als beim Fressen von Nahrung auf dem

Boden (Behne 2000). Dies zeigt, daß auch die Art der Nahrungsaufnahme in Betracht gezogen werden muß und daß bei einigen Arten nur das Sammeln von Nahrung, nicht aber die Nahrungsaufnahme selbst, inkompatibel mit dem Umherblicken sein könnte (Quenette 1990). Da Tamarine häufig in aufrechter Position fressen und dabei die Nahrung (Früchte oder Insekten) in der Hand halten, könnte dies ein Grund dafür sein, daß keine niedrigeren Blickraten bei der Nahrungsaufnahme gefunden wurden.

In der vorliegenden Arbeit konnten auch keine Hinweise auf geringere Vigilanz in größeren Gruppen (kein „Gruppengrößeneffekt“) gefunden werden. Dies steht im Einklang mit vielen Studien an anderen Primaten (z.B. Cords 1990, Rose & Fedigan 1995, Treves 1997, Cowlshaw 1998). Die Gründe für das Fehlen eines solchen Effektes bei Primaten im Gegensatz zu anderen Säugetieren und Vögeln sind bislang unklar und wahrscheinlich komplex (Übersicht in Treves 2000). Der „Gruppengrößeneffekt“ soll hier nicht weiter diskutiert werden, da er nur beispielhaft an zwei Gruppen mit nicht sehr unterschiedlichen Individuenzahlen überprüft werden konnte und weiter systematisch untersucht werden müßte.

Im allgemeinen scheint bei den Tamarinen ein starker Selektionsdruck auf die permanente Aufrechterhaltung relativ hoher Vigilanzlevel zu bestehen, der eine Anpassung der individuellen Blickraten nur in geringem Ausmaß zuläßt und im Zusammenspiel mit anderen starken Selektionsdrücken wie der Konkurrenz und den Dominanzverhältnissen zwischen den Arten das Vigilanzmuster bestimmt.

6.4.4 Saisonalität der Vigilanz

Die Blickraten nach oben und nach unten zeigten bei beiden Arten eine deutliche saisonale Variabilität. Die Maxima der Blickraten lagen im Juni und Juli und die Minima im September und Oktober. Soweit der Verfasserin bekannt, ist diese Studie die erste, die über jahreszeitliche Schwankungen in der individuellen Vigilanz bei Primaten berichtet. Die Frage nach der Ursache ist mit den in dieser Arbeit erhobenen Daten allein nicht zu beantworten. In der (sehr spärlichen) Literatur über die Brutzyklen der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Greifvögel, die potentielle Freißfeinde von Krallenaffen sind, sind einige Funde von Nestern mit Eiern in den Monaten März bis Mai (Hilty & Brown 1986) belegt. Bierregaard (1984) fand z.B. im April zwei Eier und im Mai ein Jungtier im Nest von Würgadlern (*Morphnus guianensis*). Beim Prachthaubenadler (*Spizaetus ornatus*) konnte das Schlüpfen eines Jungvogels Ende April beobachtet werden (Lyon & Kuhnigk 1985). Von Harpien (*Harpia harpyja*) ist über die Eiablage in den Monaten April und Mai (Bond 1927) sowie Mitte Juni berichtet worden (Rettig 1978). Möglicherweise haben also die Luftfeinde der Tamarine (Greifvögel) in der Zeit von Mai bis August aufgrund von Brut und Jungenaufzucht einen erhöhten Nahrungsbedarf und sind deshalb aktiver, worauf die Tamarine mit erhöhter Aufmerksamkeit reagieren.

6.4.5 Vorteile der Assoziation von *Saguinus fuscicollis* und *S. mystax*

In der Vigilanzstudie sollte untersucht werden, ob ein Vorteil der Assoziation von *S. fuscicollis* und *S. mystax* in verbesserter Raubfeindvermeidung durch artspezifisch geteilte Vigilanz und Raubfeinder-

kennung oder durch Verringerung der individuellen Vigilanz bestand. Es wurde deutlich, daß es keine höhenspezifische „Arbeitsteilung“ zwischen den beiden Arten gab und die individuelle Vigilanz nicht durch die Anwesenheit der assoziierten Art verringert war. Dennoch bringen polyspezifische Assoziationen sowohl im Allgemeinen als auch im Fall von *S. fuscicollis* und *S. mystax* Vorteile bei der Raubfeindvermeidung mit sich. Der Zusammenschluß zu einer größeren Gruppe senkt durch die höhere Anzahl von Individuen die Wahrscheinlichkeit, daß ein bestimmtes Individuum attackiert oder gefressen wird ('dilution effect', Hamilton 1971, Vine 1971) und erhöht die Wahrscheinlichkeit, Raubfeinde frühzeitig zu erkennen ('detection effect', Pulliam 1973, Kenward 1978). Die Assoziation von Arten mit unterschiedlicher Höhennutzung führt außerdem dazu, daß ein größerer Bereich des Habitats überwacht wird, als wenn sich nur eine Art in ihrer spezifischen Höhenzone aufhalten würde (Gautier & Gautier-Hion 1983). Ein entscheidender Vorteil der Assoziation von *S. fuscicollis* und *S. mystax* wird zudem durch die interspezifische Erkennung der Alarmrufe erreicht. Die Anzahl potentieller alarmgebender Individuen und damit die Wahrscheinlichkeit, rechtzeitig vor einem Raubfeind gewarnt zu werden, erhöht sich entsprechend der Anzahl der Tiere um ein Vielfaches. Nach Pulliam (1973) kann der 'detection effect' noch gesteigert werden, indem die Tiere über drohende Gefahr kommunizieren. Bei arborealen Primaten in dichten Waldhabitaten ist die Anzahl der für ein Individuum sichtbaren Gruppenmitglieder oft über längere Zeit gering, besonders dann, wenn innerhalb der Gruppe große interindividuelle Distanzen bestehen. Dadurch ist die visuelle Kommunikation der Tiere eingeschränkt. Offenbar wird deshalb die individuelle Blickrate nicht an die optisch sichtbare Vigilanz (also an die Blickrate) der Gruppenmitglieder angepaßt. Daher scheint der Vorteil der Assoziation nicht so sehr darin zu bestehen, daß und in welche Richtung andere Individuen nach Raubfeinden *blicken*, sondern daß viele andere Individuen auf Raubfeinde *vokalisieren*.

6.5 Schlußfolgerung

Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, daß *S. fuscicollis* und *S. mystax* „funktional referentielle“ Alarmrufe auf verschiedene Raubfeindtypen abgeben. Die Tiere reagieren auf die Alarmrufe, als ob externe Bedeutungsinhalte in den Vokalisationen codiert werden (Marler et al. 1992, Evans 1997). Während es sich bei *S. mystax* um ein rein „funktional referentielles“ Alarmrufsystem handelt, liegt bei *S. fuscicollis* ein kombiniertes System mit der gleichzeitigen Codierung von referentieller und gradueller oder affektiver Information innerhalb bestimmter Lauttypen vor. Die Spezifität von vokalem Auslöser und Vermeidungsreaktion erhöht die Überlebenswahrscheinlichkeit vor dem Hintergrund eines hohen Raubfeinddruckes mit artspezifisch unterschiedlicher und saisonal variierender Relevanz der verschiedenen Raubfeindtypen. Die Konkurrenz zwischen den Arten und geringe Sichtweiten im dichten Waldhabitat bestimmen stärker als die Vorteile geteilter Vigilanz die spezifische Aufmerksamkeit der beiden Arten. Der eingeschränkte visuelle Kontakt unter Gruppenmitgliedern erfordert von beiden Arten permanent hohe Vigilanz gegenüber allen Raubfeindtypen und erhöht außerdem den Selektionsdruck auf den akustischen Kanal. Neben den allgemeinen Vorteilen von Gruppenleben für die Raubfeindvermeidung ('dilution effect', 'detection effect') trägt daher die interspezifische Kommunikation in den Assoziationen von *S. fuscicollis* und *S. mystax* entscheidend dazu bei, die Raubfeindvermeidung in den Assoziationen zu verbessern.